第 38 卷第 4 期 2018 年 2 月
生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.38,No.4 Feb.,2018

DOI: 10.5846/stxb201701120094

李辛, 赵文智.荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应.生态学报,2018,38(4):1183-1193.

Li X, Zhao W Z.Response of various salt-alkaline mixed stresses on the photosynthetic characteristics of *Bassia dasyphylla* in a desert region.Acta Ecologica Sinica,2018,38(4):1183-1193.

荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应

李 辛[1], 赵文智[1,2,*]

1 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

2 中国科学院西北生态环境资源研究院,中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000

摘要:通过将两种中性盐($NaCl$、Na_2SO_4)和两种碱性盐(Na_2CO_3、$NaHCO_3$) 按不同比例混和,分别模拟出不同程度的盐、碱胁迫条件,研究了荒漠区植物雾冰藜光合色素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数对混合盐碱胁迫的响应。研究结果表明,在所模拟的均匀覆盖了总盐度 50—250 mmol/L,pH 7.10—10.19 范围内的 30 种盐碱胁迫条件下,雾冰藜的叶绿素 a 含量(Chla)、叶绿素 b 含量(Chlb)、类胡萝卜素含量(Caro)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2摩尔分数(C_i)、蒸腾速率(T_r)、PSⅡ的潜在活性(F_v/F_0)、PSⅡ 原初反应的最大量子效率(F_v/F_m)、PSⅡ电子传递量子效率(ΦPSII)、表观光合电子传递效率(ETR)、光化学猝灭系数(qP)等指标均在对照组(CK)下最高,且均随处理溶液盐浓度及 pH 的升高而下降,各处理组与对照组间存在显著差异($P<0.05$);稳态荧光(F_s) 随处理溶液盐浓度及 pH 的升高先降低,后呈"M"型变化趋势,即先升高后降低,再升高再降低;水分利用效率(WUE)和非光化学猝灭系数(NPQ)随处理溶液盐浓度及 pH 的改变未呈现规律性变化趋势。盐分组成离子与上述各光合特征指标的相关系数表明,盐分组成对雾冰藜光合色素和气体交换参数的抑制作用表现为:Na_2CO_3>$NaHCO_3$>$NaCl$>Na_2SO_4,而对叶绿素荧光参数的影响较为复杂。研究表明,盐碱生境对雾冰藜光合系统造成了一定的伤害,但其可以通过相应的生理反应降低损伤的程度。

关键词:雾冰藜;盐碱胁迫;光合色素;气体交换参数;叶绿素荧光参数

Response of various salt-alkaline mixed stresses on the photosynthetic characteristics of *Bassia dasyphylla* in a desert region

LI Xin[1], ZHAO Wenzhi[1,2,*]

1 *College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070, *China*

2 *Linze Inland River Basin Research Station, Chinese Ecosystem Research Network, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou* 730000, *China*

Abstract: Two neutral salts, $NaCl$ and Na_2SO_4, and two alkali salts, Na_2CO_3 and $NaHCO_3$, were selected and mixed in various ratios according to the varying ranges of salinity and pH in the natural soil, and the response of *Bassia dasyphylla* seedlings to salt-alkaline stress was determined. The photosynthetic pigment content, photosynthetic gas exchange parameters, and chlorophyll fluorescence parameters were determined. The results showed 30 different salt-alkaline ecological conditions, which included salinity of 50—250 mmol/L and pH values of 7.10—10.19. The chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), and carotenoids (Caro) contents, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 mole fractions (C_i), transpiration rate (T_r), PSⅡ potential efficiency (F_v/F_0), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), PSⅡ actual quantum yield (ΦPSII), apparent electron-transfer rate (ETR), and photochemical quenching (qP) indexes of the treatment group were significantly lower than that of the control group; both reduced with

基金项目:国家自然科学基金面上项目(41471435)

收稿日期:2017-01-12; **修订日期**:2017-09-27

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaowzh@ lzb.ac.cn

increasing salinity and pH; and were significantly different ($P<0.05$) from the negative control group. Steady state fluorescence (F_s) result indicates the variation trendency of "M-type" with increasing salinity and pH, which is firstly increased and then decreased, followed the similar trendency again. Water use efficiency (WUE) and non-photochemical quenching (NPQ) showed irregular change with increasing salinity and pH. The correlation coefficient between salt ions and the photosynthetic characteristics showed that the rejection capability of sodium salts was Na_2CO_3 > $NaHCO_3$ > NaCl > Na_2SO_4 in the photosynthetic pigment content index and gas exchange parameters. The effect of salt ions and chlorophyll fluorescence parameters was comparatively complex. This study suggests that salt-alkaline environments inhibited the photosynthetic system of *B. dasyphylla*, and negatively affected several physiological responses.

Key Words: *Bassia dasyphylla*; salt-alkaline stresses; photosynthetic pigment content; photosynthetic gas exchange parameters; chlorophyll fluorescence parameters

光合作用是所有植物、藻类和某些细菌同化作用的基础,也是生物圈物质循环最重要的环节[1],在光能的吸收、固定、分配与转化中发挥关键作用[2]。光合作用对逆境胁迫伤害最为敏感,其中盐碱胁迫是影响光合作用的一个重要外在因素[3]。目前,土壤盐碱化是全球面临的主要生态环境问题之一,全世界可利用的土地面积约为 1.5×10^9 hm^2,其中约有 23%的土地存在盐化,另有 37% 的土地存在碱化[4]。我国约有 2×10^7 hm^2 的盐荒地和 6.67×10^6 hm^2的盐碱化土壤[5],其盐分含量一般为 0.07%—1.3%,pH 范围一般为 6.9—10.8,盐碱化程度和盐碱化面积有逐年增大的趋势[6]。由于盐碱地土壤中的盐分种类、数量、比例十分复杂[7],盐碱化土地不同地块或同一地块的不同区域上盐分含量和 pH 的差异均会影响植物的正常生长和种群分布,因此盐碱混合胁迫是植物在盐碱地上生存所面临的主要问题[8]。近年来许多学者研究了盐碱胁迫对苜蓿[9]、向日葵[10]、杨树[11]、棉花[12]、绣线菊[13]、燕麦[14]、葡萄[15]、虎尾草和星星草[16]等植物生长、生理变化以及光合作用的影响,证明盐碱胁迫对植物的致害作用很强。但是已有研究多以人工栽培的植物品种为研究对象探讨盐碱胁迫的影响,以盐碱地原生植物为研究对象探讨其盐碱生境适应性的研究报道极少。

一年生植物是全球荒漠植物区系的重要组成部分,丰富度很高[17],在各种类型的荒漠生态系统中具有重要的生态功能[18]。一年生植物作为先锋植物或建群种植物,广泛分布于荒漠区土质、沙质、砾质、石质及盐碱土等生境,在长期进化和自然选择的过程中很好的适应了荒漠地区的生物和非生物环境因素,形成了一整套完善的生存策略来应对荒漠生境的随机性和不确定性[19]。基于一年生植物独有的生物学特性,使其成为许多植物生态学关键问题研究的最佳试验材料。

雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)为藜科雾冰藜属一年生草本植物,是半固定或固定沙丘、平坦沙地以及中度盐碱地的先锋植物之一[20],经常散生或群生于我国北方草原、半荒漠和荒漠地区的土质、沙质或沙砾质盐碱土壤上。目前,关于雾冰藜的研究仅见极少量群落结构[21]、空间分布格局分析[22]及生物指示作用[23]的文献报道。但是雾冰藜作为盐碱地先锋植物的生长环境适应性研究尚未开展。本研究以沙培雾冰藜幼苗为研究对象,将两种碱性盐 Na_2CO_3和 $NaHCO_3$及两种中性盐 NaCl 和 Na_2SO_4按不同比例混合,模拟出 30 种盐度和碱度各不相同的盐碱条件对其进行胁迫处理,探讨其光合特性对盐碱混合胁迫的响应机理,以期从光合生理角度阐明雾冰藜盐碱生境的适应机理,进而为开展盐碱地治理及固沙植被的恢复与重建积累科学数据。

1 材料与方法

1.1 材料培养

供试雾冰藜种子于 2015 年 10 月采集于中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站附近盐碱地,播种于直径和深度均为 30 cm 盛有洗净细河沙和蛭石的塑料花盆内,河沙和蛭石按照体积比 2:1 配制,每盆种植种子 20 粒。花盆置于室外,人工遮雨,利用自然条件培养雾冰藜苗。出苗后每周用 Hoagland 营养液透灌 1 次,每日用称质量法确定每盆的失水量,用蒸馏水补充,至胁迫试验开始时间苗至长势均匀一致的 5 株。

1.2 盐碱混合胁迫模拟

依据当前河西走廊盐碱地的盐分组成和土壤 pH 的分布范围[24-25],将 NaCl、Na_2SO_4 两种中性盐和 Na_2CO_3、$NaHCO_3$ 两种碱性盐按照不同比例混合,按照碱性盐配制比例逐步增大的顺序设计 A、B、C、D、E、F 6 个不同的处理组(表 1),每个处理组内设 50、100、150、200、250 mmol/L 5 个浓度梯度,总计 30 个不同盐浓度和 pH 的处理,以盐浓度为 0 mmol/L 的双蒸水为对照(CK)。

表 1　不同处理组的盐分组成及其配比

Table 1　Salt composition and molar ratio of various treatments

处理组 Treatments	盐分组成及其摩尔比 Salt composition and molar ratio			
	NaCl	Na_2SO_4	$NaHCO_3$	Na_2CO_3
A	2	1	0	0
B	1	1	1	0
C	12	9	8	1
D	8	9	12	1
E	12	1	8	9
F	0	0	2	1

A、B、C、D、E、F 为不同碱性盐配制比例的处理

1.3 盐碱胁迫处理

雾冰藜种子于 2016 年 4 月 10 日播种,苗龄 4 周时,选取长势均匀一致的雾冰藜苗 93 盆随机分成 31 组。其中 1 组为对照,其余 30 组为不同程度的盐碱胁迫处理,按照 5 个浓度梯度依次标为 A_1、A_2、… F_4、F_5,每组 3 盆为 3 次重复,处理于 17:00—20:00 时进行。以含有相应浓度混合盐碱组合的配比液为处理液,每盆 500 mL 分 3 次透灌花盆,对照分 3 次浇灌等量双蒸水。从次日起用称质量法测定每盆失水量,并用蒸馏水补充。为防止盆内盐分随水分流失,每个盆下放置托盘,将流出的溶液重新倒回盆内,使植株完全处于胁迫状态。在胁迫 7 d 后进行光合色素含量、气体交换参数及叶绿素荧光参数的测定。

1.4 指标测定

1.4.1 光合色素含量的测定

叶片的叶绿素 (Chl)含量和类胡萝卜素 (Caro)含量的测定参照李合生[26]的方法。

1.4.2 光合气体交换参数测定

选择胁迫 7 d 后天气晴朗的一天 9: 00—11: 00 时段进行光合参数测定。使用 LI-6400 便携式光合仪(LI-Cor,Inc,美国) 测定雾冰藜幼苗在光强 1000 μmol m^{-2} s^{-1}下的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 摩尔分数(C_i)、蒸腾速率(T_r)等指标。雾冰藜水分利用效率(WUE)以植株光合速率与蒸腾速率的比值表示,即 WUE= P_n/T_r,式中 P_n 和 T_r 分别为同一植株的净光合速率和蒸腾速率的测定值。测定过程中的环境状况为空气温度(22.45±2.31)℃,相对湿度(57.13±2.45)%,空气中 CO_2浓度(379.51±13.25) μmol/mol。对照和每个处理各测定 5 次。

1.4.3 叶绿素荧光参数测定

选择胁迫 7 d 后天气晴朗的一天 9: 00—11: 30 时段进行叶绿素荧光参数测定。使用 FMS-2 型调制式荧光仪(Hansatech,英国) 测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、稳态荧光(F_s) 、最大荧光 (F'_m)和最小荧光(F'_0),对照和每个处理各测定 5 次,并参照 Roháček[27]的公式计算以下参数:可变荧光(F_v)、PSⅡ 原初反应的最大量子效率(F_v/F_m)、表观光合电子传递效率(ETR)、PSⅡ的潜在活性(F_v/ F_0)、PSⅡ电子传递量子效率(ΦPSII)、光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)。

1.5 数据处理

数据分析采用 SPSS 19.0 软件完成,用 Duncan 显著性检验方法比较不同处理间的差异性,并进行多元回归分析,利用 Microsoft Excel 2010 软件做图。

2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫处理溶液的盐度和 pH

从图 1 可见，由于碱性盐 Na_2CO_3、$NaHCO_3$的比例不断增加，从 A 组到 F 组的 pH 不断递增，在每一处理组内的 pH 也随着组内盐浓度的增大而增大。其中，每组内 5 个处理的 [Na^+] 以66.7 mmol/L 递增，依次为66.7、133.4、200、266.8、333.5 mmol/L。30 种不同的盐碱处理的盐度从 50 mmol/L 到 250 mmol/L，pH 从 7.10—10.19，[Na^+] 从 66.7 mmol/L 到 333.5 mmol/L，[Cl^-] 从 33.3mmol/L 到 166.5 mmol/L，[SO_4^{2-}] 从 16.7 mmol/L 到 83.5 mmol/L，[CO_3^{2-}] 从 16.7 mmol/L 到 166.5 mmol/L，[HCO_3^-] 从 1.7 mmol/L 到 83.5 mmol/L，由此可以模拟出盐分组成、pH 及其变化规律与天然盐碱地基本相似的胁迫条件。

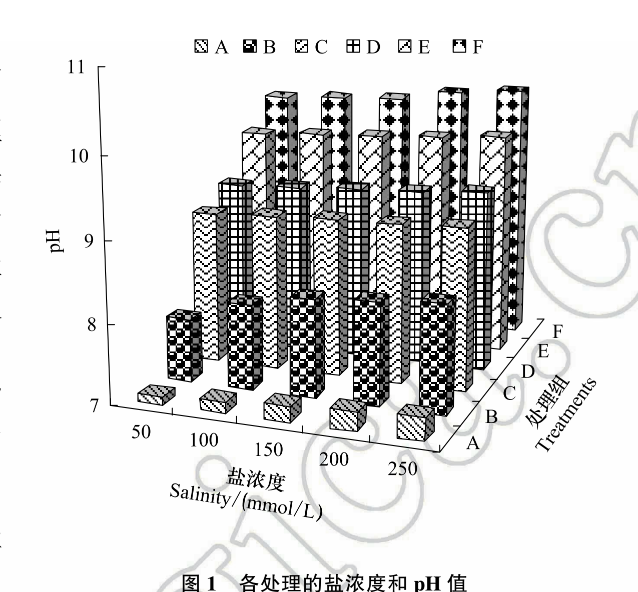


图 1 各处理的盐浓度和 pH 值

Fig.1 Total salt concentration and pH of various treatments

A、B、C、D、E、F 为不同碱性盐配制比例的处理

2.2 雾冰藜光合色素含量对盐碱胁迫的响应

从图 2 可以看出，雾冰藜各盐碱胁迫处理的叶绿素和类胡箩卜素含量均低于双蒸水(CK)处理，即在溶液盐浓度为 0 mmol/L、pH 7.00 时的光合色素含量最高，叶绿素 a(Chla)含量为(240.25±5.75) mg/g，叶绿素 b(Chlb)含量为(155.91±5.22) mg/g，类胡萝卜素(Caro)含量为(42.90±5.10) mg/g，叶绿素总量(Chla+Chlb)为(396.16±10.97) mg/g。在同一处理组中，随着溶液盐浓度的不断增大，雾冰藜叶绿素和类胡箩卜素的含量均呈现下降趋势，且在高盐浓度下的下降幅度明显大于低盐浓度。在同一盐浓度下，随着溶液 pH 的升高，即随碱性盐比例的增大，叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总量先增大后减小，类胡箩卜素含量不断降低。叶绿素 a、叶绿素 b、类胡箩卜素和叶绿素总量均在 F_5处理下出现最小值，分别比对照降低 51.71%、49.53%、61.47%、50.85%。Chla/Chlb 的值随着盐浓度和 pH 的不断增大其变化趋势不同，B_1、B_2、B_4、C_1、C_2处理下 Chla/Chlb 的值均高于对照处理，D、E、F 组的比值在所有处理中均低于对照；总体而言，A 组和 E 组呈“W”型变化，B、D、F 组则先下降后升高再下降，C 组呈现先升高后降低的趋势；就变化幅度而言，A 组和 B 组的相对较小。

2.3 雾冰藜光合气体交换参数对盐碱胁迫的响应

各胁迫处理对雾冰藜光合气体交换参数的影响如图 3 所示。雾冰藜各盐碱胁迫处理的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2摩尔分数(C_i)、气孔导度(G_s)均低于对照处理，即在溶液盐浓度为 0 mmol/L、pH 7.00 时上述各个参数的值最高，分别为 P_n(16.79±0.93) μmol m^{-2} s^{-1}，T_r(13.54±0.42) μmol m^{-2} s^{-1}，C_i(184.06±6.77) μmol m^{-2} s^{-1}，G_s(394.22±11.84) mmol m^{-2} s^{-1}。在同一处理组中，随着溶液盐浓度的不断增大，雾冰藜的 P_n、T_r、C_i、G_s均呈现下降趋势，且在高盐浓度时的下降幅度明显大于低盐浓度。在同一盐浓度下，随着溶液 pH 的升高，即随碱性盐比例的增大，雾冰藜的 P_n、T_r、C_i、G_s也不断降低，且均在 F_5处理下出现最小值，分别比对照降低 60.10%、61.74%、57.05%和 62.96%。水分利用效率(WUE) 随着溶液盐浓度和 pH 的不断增大其变化趋势不同，在溶液盐浓度最低 50 mmol/L 和最高 250 mmol/L 的处理中，随着溶液 pH 的不断增大，WUE 也呈现增大的趋势，并在溶液 pH 最高的 F 组出现最大值；就其变化趋势而言，A、B、D 组呈现先下降后升高再下降的变化趋势，C、E 组呈“W”型变化，F 组则呈先升高后降低再升高的趋势。

2.4 雾冰藜叶绿素荧光参数对盐碱胁迫的响应

各胁迫处理对雾冰藜叶绿素荧光参数的影响如图 4 所示。各盐碱胁迫处理组的稳态荧光(F_s)在溶液盐浓度为 0—250 mmol/L 的范围内先降低，后呈现“M”型变化趋势，各处理组均在盐浓度为 50 mmol/L 时出现

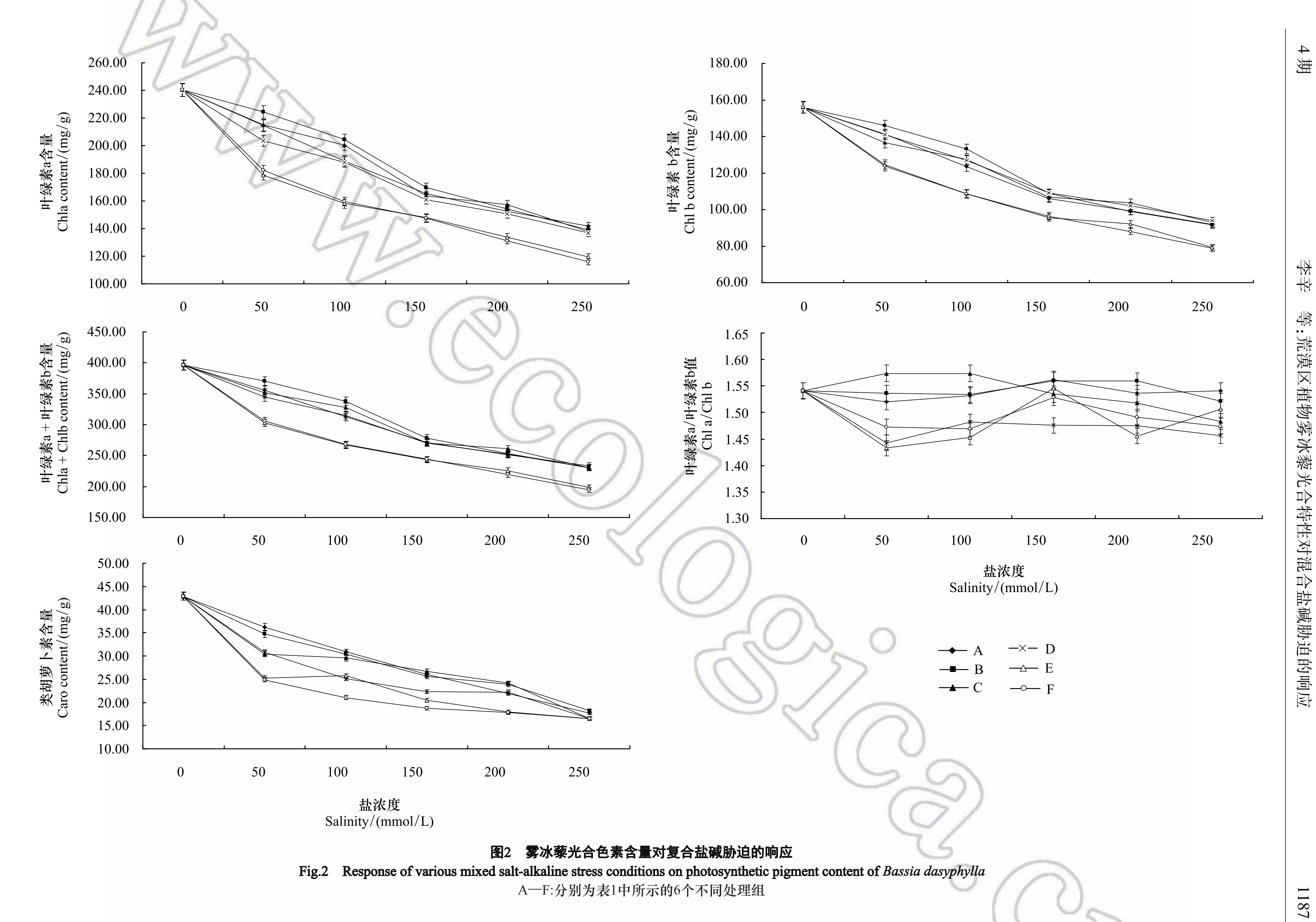


图2　雾冰藜光合色素含量对复合盐碱胁迫的响应

Fig.2　Response of various mixed salt-alkaline stress conditions on photosynthetic pigment content of *Bassia dasyphylla*

A—F:分别为表1中所示的6个不同处理组

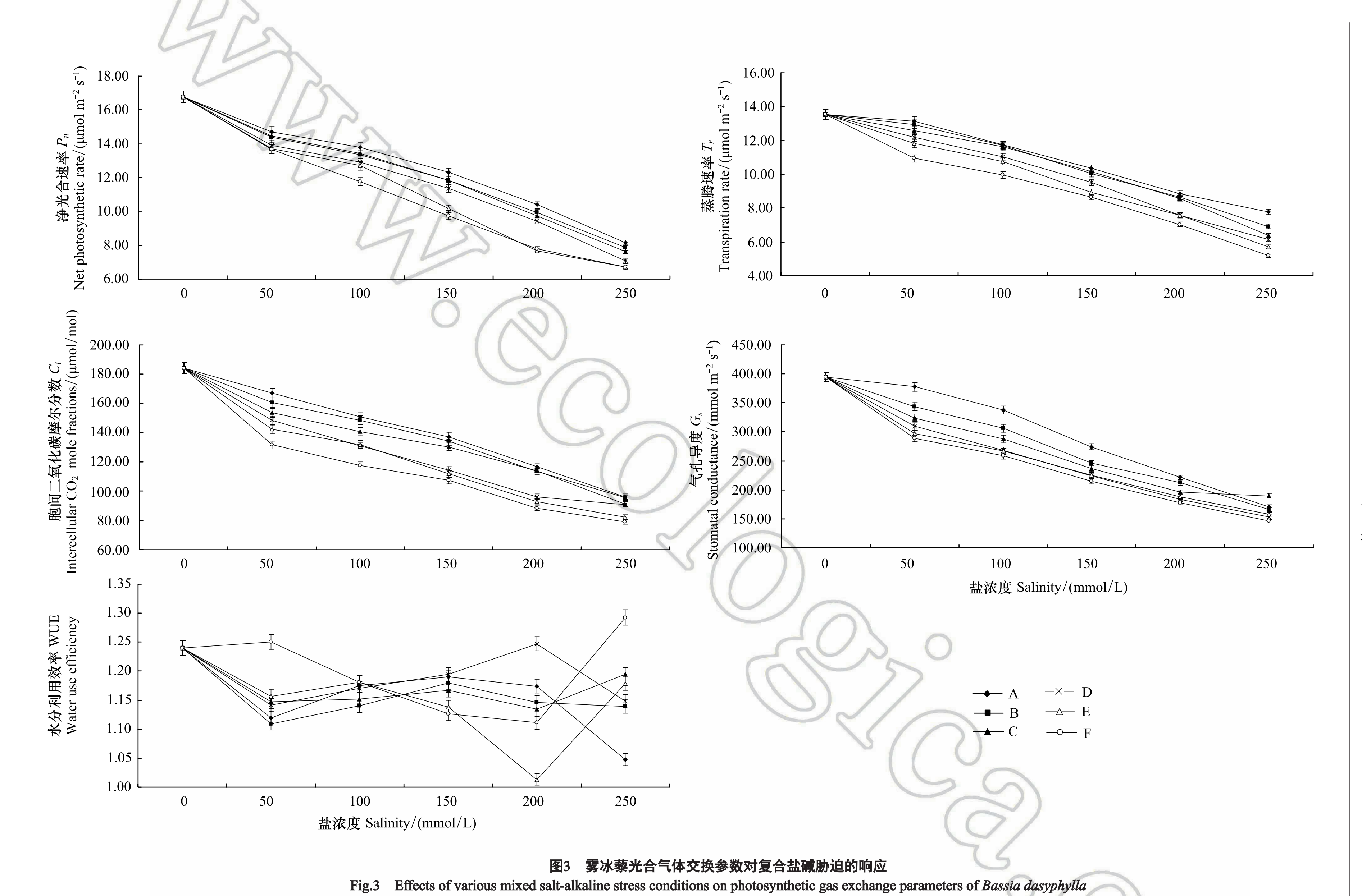


图3 雾冰藜光合气体交换参数对复合盐碱胁迫的响应

Fig.3 Effects of various mixed salt-alkaline stress conditions on photosynthetic gas exchange parameters of *Bassia dasyphylla*

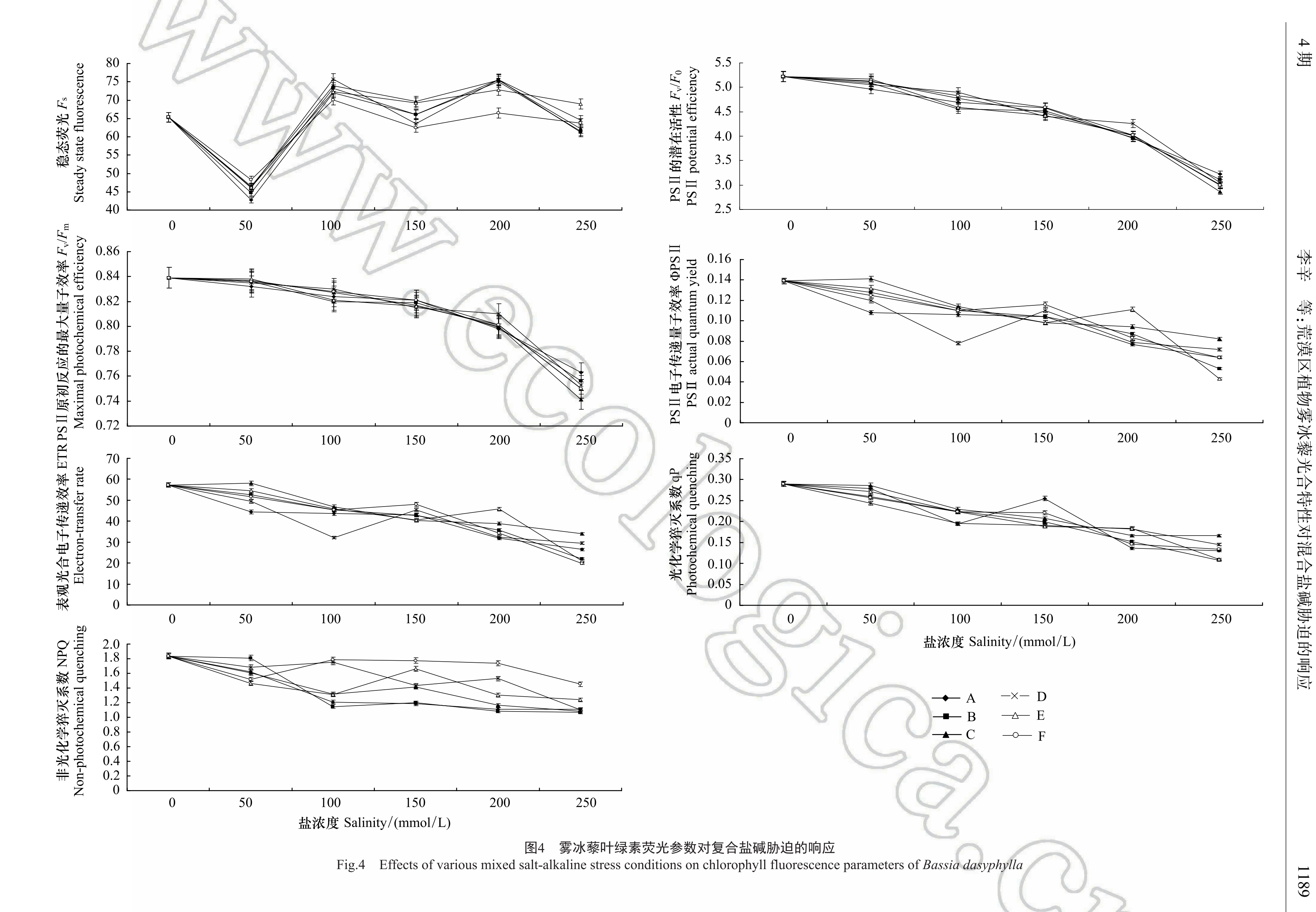


图4　雾冰藜叶绿素荧光参数对复合盐碱胁迫的响应

Fig.4　Effects of various mixed salt-alkaline stress conditions on chlorophyll fluorescence parameters of *Bassia dasyphylla*

最小值。PSⅡ的潜在活性(F_v/F_0)和PSⅡ原初反应的最大量子效率(F_v/F_m)具有相同的变化趋势,即在溶液盐浓度为0 mmol/L、pH 7.00时(CK)有最大值(5.22±0.12)和(0.84±0.01),并随着处理溶液盐浓度的升高而逐渐降低。PSⅡ电子传递量子效率(ΦPSII)、表观光合电子传递效率(ETR)和光化学猝灭系数(qP)的变化趋势基本一致,均在盐浓度为0 mmol/L、pH 7.00时(CK)有最大值,分别为(0.14±0.05)、(57.28±2.45)和(0.29±0.04),并均随盐浓度的升高而下降,而在相同盐浓度不同pH的条件下变化趋势没有明显的规律性。非光化学猝灭系数(NPQ)在盐浓度为0 mmol/L、pH 7.00时(CK)有最大值(1.84±0.09),并随着处理溶液盐浓度的升高而基本呈现先降低后升高再降低的变化趋势;当溶液盐浓度高于50 mmol/L时,在相同盐浓度处理组下的NPQ随处理溶液pH的升高而升高。

2.5 盐分离子组成与雾冰藜光合特征各项指标间的相关性

为了揭示形成盐碱胁迫的盐分离子组成与雾冰藜光合特征各项指标间的关系,计算二者间的相关系数并列于表2。从表2可以看出,在雾冰藜光合色素含量的5个指标中,[Na^+]、[CO_3^{2-}]和[HCO_3^-]均与上述指标呈极显著负相关,[Cl^-]除与类胡萝卜素的负相关系数不显著外,与其余4个指标的负相关系数均达到显著水平,[SO_4^{2-}]与5个光合色素含量指标的负相关系数均不显著。在雾冰藜气体交换参数的5个指标中,[Na^+]、[CO_3^{2-}]和[HCO_3^-]均与上述指标呈极显著负相关,[Cl^-]除与C_i和WUE的负相关系数不显著外,与其余3个指标的负相关系数均达到显著水平,[SO_4^{2-}]与5个气体交换参数的负相关系数均不显著。在雾冰藜叶绿素荧光参数的7个指标中,[Na^+]与F_s呈极显著正相关,但与其余6个指标均呈极显著负相关;[Cl^-]和[SO_4^{2-}]与F_s的相关系数未达到显著水平,而与其余6个指标均呈极显著负相关;[CO_3^{2-}]与ΦPSII呈显著负相关,与F_s和NPQ的相关系数未达到显著水平,与其余4个指标均呈极显著负相关;[HCO_3^-]与NPQ呈显著负相关,但与其余6个指标的相关系数未达到显著水平。

表2 盐碱离子组成与雾冰藜光合指标间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between salt-alkali ion constitution and photosynthetic index of *Bassia dasyphylla*

光合指标 Photosynthetic index	离子组成 Ion composition				
	[Na^+]	[Cl^-]	[SO_4^{2-}]	[CO_3^{2-}]	[HCO_3^-]
叶绿素a Chlorophyll a	-0.878**	-0.368*	-0.188	-0.659**	-0.617**
叶绿素b Chlorophyll b	-0.906**	-0.423*	-0.238	-0.636**	-0.588**
叶绿素a+b Chlorophyll a+Chlorophyll b	-0.841**	-0.384*	-0.208	-0.626**	-0.587**
叶绿素a/b Chlorophyll a/Chlorophyll b	-0.814**	-0.406*	-0.217	-0.601**	-0.548**
类胡萝卜素 Carotenoids	-0.807**	-0.291	-0.134	-0.655**	-0.611**
净光合速率 Photosynthetic rate	-0.952**	-0.413*	-0.310	-0.700**	-0.550**
蒸腾速率 Transpiration rate	-0.945**	-0.373*	-0.305	-0.734**	-0.551**
胞间CO_2摩尔分数 Intercellular CO_2 mole fractions	-0.898**	-0.316	-0.226	-0.736**	-0.593**
气孔导度 Stomatal conductance	-0.932**	-0.392*	-0.356	-0.699**	-0.479**
水分利用效率 Water use efficiency	-0.872**	-0.340	-0.199	-0.681**	-0.599**
稳态荧光 Steady state fluorescence	0.498**	0.349	0.292	0.231	0.141
PSⅡ的潜在活性 PSⅡ potential efficiency	-0.948**	-0.566**	-0.507**	-0.540**	-0.325
PSⅡ原初反应的最大量子效率 Maximal photochemical efficiency	-0.904**	-0.539**	-0.477**	-0.515**	-0.316
PSⅡ电子传递量子效率 PSⅡ actual quantum yield	-0.865**	-0.546**	-0.488**	-0.462*	-0.267
表观光合电子传递效率 Electron-transfer rate	-0.855**	-0.498**	-0.463**	-0.509**	-0.285
光化学猝灭系数 Photochemical quenching	-0.904**	-0.516**	-0.467**	-0.539**	-0.328
非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching	-0.362**	-0.589**	-0.628**	-0.175	-0.365*

* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$

3 讨论

光合色素是光合作用进行的物质基础,叶绿素作为光能吸收、传递和转化的主要物质载体,在光合作用中

占有重要地位[28]。本研究表明,雾冰藜叶绿素和类胡萝卜素的含量均随盐碱胁迫的产生而下降,下降幅度随盐碱胁迫强度的增大而增大;在同一盐浓度下,随着溶液 pH 的升高,即随碱性盐比例的增大,叶绿素含量先增大后减小,类胡萝卜素含量则不断降低,这与 Parida 等用 100—500 mmol/L 的 NaCl 溶液处理小花木榄时得到的结果一致[29]。盐碱胁迫下雾冰藜叶绿素和类胡萝卜素含量下降的原因可能是由于高 pH 和[CO_3^{2-}]、[HCO_3^-]造成金属离子的溶解度急剧下降甚至出现沉淀[30],使植物不能充分吸收有效金属离子(Mg^{2+}和 Fe^{2+})来合成光合色素[31]。另外,碱性盐可以增强叶绿素降解酶的活性,从而加速叶绿体中所含色素的分解,使其含量降低[32]。叶绿素 a/b 可以反映植物叶片对光能利用的能力[33],还可以反映囊体膜的垛叠程度,垛叠程度越小,光抑制越强[34]。雾冰藜叶绿素 a/b 在溶液盐浓度和 pH 较低的处理中高于对照,在碱性盐比例较大的处理组中均低于对照,说明雾冰藜的囊体膜结构及光能利用能力具有一定的抗盐碱性,且对中性盐的抗性大于对碱性盐的抗性。类胡萝卜素既是光合辅助色素,能够吸收和传递电子,又是内源性抗氧化剂,可以淬灭活性氧而防止膜的过氧化,还通过叶黄素循环以非辐射的方式耗散 PSⅡ的过剩光能[35]。由此可见,光合色素含量的降低是盐碱混合胁迫下雾冰藜光合作用降低的原因之一。

通常情况下,植物的净光合速率(P_n)会随着外界胁迫强度的增大而降低[36-37]。盐碱混合胁迫下植物 P_n 的降低不仅与光合能力的损伤和气孔导度(G_s)的下降有关,而且也与植物细胞内矿物质元素的不平衡密切相关[38]。P_n降低的原因有气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性的下降导致的非气孔限制,当胞间 CO_2摩尔分数(C_i)、G_s同时下降时,说明 P_n的下降是由气孔限制造成的[39]。已有研究表明,在盐碱胁迫下,P_n受到气孔因素和非气孔因素的双重影响[12],盐碱胁迫程度较低时 P_n的下降受气孔因素的影响,盐碱胁迫程度较高时 P_n的下降主要是受非气孔因素以及气孔因素与非气孔因素的协同影响[40]。本研究表明,随胁迫溶液盐浓度和 pH 的增大,雾冰藜的 P_n、T_r、C_i、G_s等气体交换参数均呈下降趋势,且雾冰藜光合色素含量的变化趋势和气体交换参数的变化趋势一致,说明雾冰藜在盐碱复合胁迫下 P_n的下降是由气孔限制和非气孔限制共同造成的,这与薛延丰等利用 NaCl 和 Na_2CO_3在菊芋上获得的研究结果一致[41]。本研究发现,在盐浓度和 pH 最高和最低的处理组中,雾冰藜 WUE 的变化趋势基本一致,但在其他处理组中其变化趋势比较复杂,造成这一现象的机理有待进一步的研究。

光合作用中电子激发能的捕获和能量转换由 PSⅠ和 PSⅡ协调完成,当 PSⅠ和 PSⅡ间的激发能捕获与能量转换失衡时,会导致两个光系统间电子传递或激发状态的不平衡,从而影响光合作用的效率[42]。PSⅡ原初反应的最大量子效率(F_v/F_m)和 PSⅡ电子传递量子效率(ΦPSII)是判断植物是否受到光抑制的重要指标,是研究植物对逆境胁迫响应的理想参数[43]。在非胁迫条件下,植物通常表现出较高的 F_v/F_m和 ΦPSII 值,可以使植物获得较高的光能转化效率,从而有利于能量的同化积累[44]。当植物受到营养元素缺乏、病害、温度、光照、盐分等胁迫时,PSⅡ复合体受到破坏,抑制了电子传递速率和光化学量子效率,使 F_v/F_m和 ΦPSII 的值下降[45-49]。光化学猝灭系数(qP)反映了 PSⅡ原初电子受体的还原状态,而非光化学猝灭系数(NPQ)则是衡量过剩激发能耗散的指标[50]。本研究表明,随着胁迫溶液盐浓度和 pH 的增大,雾冰藜的 F_v/F_m和 ΦPSII 显著降低,ETR 和 qP 等指标也随之降低,说明盐碱胁迫导致了雾冰藜叶绿体 PSⅡ反应中心的损伤和光合活性的下降。刘建新等[51]分别用 0、50、100、150、200 mmol/L 的 NaCl 和 Na_2CO_3处理燕麦时发现,随着处理浓度的增加,其 F_v/F_m、ΦPSII 和 qP 明显下降,研究结果与本文一致。雾冰藜非光化学淬灭系数(NPQ)随盐碱胁迫强度的增大基本呈现先降低后升高再降低的变化趋势,且在溶液盐浓度相同的条件下溶液 pH 较高的处理 NPQ 也较高,这表明雾冰藜能够保持较高的 NPQ 从而提高热耗散消耗来适应盐碱胁迫,且碱性盐胁迫对雾冰藜的伤害作用大于中性盐胁迫,这与陈志强等在另一种耐盐碱植物西伯利亚白刺上利用苏打盐溶液处理所得研究结果一致[52]。然而在盐碱胁迫生境下,雾冰藜是否能够通过假环式电子传递保护过剩光能对光合机构的伤害,ROS 清除系统是否能够做出相应的生理变化需进一步证实。

本研究中,形成盐碱胁迫的盐分离子组成与雾冰藜光合特征各项指标间的相关系数表明,各盐分组成离子对雾冰藜光合色素和气体交换参数的抑制作用排序为:[Na^+]>[CO_3^{2-}]>[HCO_3^-]>[Cl^-]>[SO_4^{2-}],说明试验

所用 4 种不同性质的盐分对雾冰藜光合色素和气体交换参数的抑制作用排序为：$Na_2CO_3>NaHCO_3>NaCl>Na_2SO_4$，而对雾冰藜叶绿素荧光参数的影响则较为复杂，在不同的指标上 4 种盐分组成的影响排序并不一致。石德成等[53]利用盐碱混合胁迫处理羊草时发现，羊草的相对生长率、分蘖率等 7 项指标与溶液 pH、[Na^+]、[CO_3^{2-}]等 8 项指标间的相关系数表明，其盐分离子组成的影响作用大小排序与本研究中得出的结果基本一致。本研究发现，不同盐分组成对雾冰藜光合色素、气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响存在很大差异，其中的机理还有待进一步研究。

参考文献(References)：

[1] Foyer C H, Noctor G. Tansley review No. 112: oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. New Phytologist, 2000, 146(3): 359-388.

[2] Robert H, Le Marrec C, Blanco C, Jebbar M. Glycine betaine, carnitine, and choline enhance salinity tolerance and prevent the accumulation of sodium to a level inhibiting growth of *Tetragenococcus halophila*. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(2): 509-517.

[3] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Reviews of Plant Physiology, 2011, 33: 317-345.

[4] Tanji K K. Agricultural salinity assessment and management. New York: American Society of Civil Engineers, 1990: 1-18.

[5] 程广有, 侯杰, 唐晓杰, 周喜云. 3 种枸杞耐盐碱性的比较. 东北林业大学学报, 2007, 35(11): 47-49.

[6] 赵可夫. 盐生植物资源及盐碱土改良利用研究动态. 资源与环境, 1989, 1(1): 40-43.

[7] 石德成, 盛艳敏, 赵可夫. 不同盐浓度的混合盐对羊草苗的胁迫效应. 植物学报, 1998, 40(12): 1136-1142.

[8] 张科, 田长彦, 李春俭. 一年生盐生植物耐盐机制研究进展. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1220-1231.

[9] Yang J Y, Zheng W, Tian Y, Wu Y, Zhou D W. Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedlings. Photosynthetica, 2011, 49(2): 275-284.

[10] Liu J, Shi D C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. Photosynthetica, 2010, 48(1): 127-134.

[11] Wang H M, Wang W J, Wang H Z, Wang Y, Xu H N, Zu Y G. Effect of inland salt-alkaline stress on C_4 enzymes, pigments, antioxidant enzymes, and photosynthesis in leaf, bark, and branch chlorenchyma of poplars. Photosynthetica, 2013, 51(1): 115-126.

[12] Chen W, Feng C, Guo W, Shi D, Yang C. Comparative effects of osmotic-, salt-and alkali stress on growth, photosynthesis, and osmotic adjustment of cotton plants. Photosynthetica, 2011, 49(3): 417-425.

[13] 刘涛, 耿文春, 李丽, 刘一佳, 刘慧民. 混合盐碱胁迫对两种抗性不同的绣线菊光合特性的影响. 东北农业大学学报, 2009, 40(5): 32-36.

[14] 王波, 张金才, 宋凤斌, 赵敏, 韩希英. 盐碱胁迫对燕麦光合特性的影响. 中国农学通报, 2007, 23(5): 235-238.

[15] 王艳杰, 薛达元, 彭羽. 盐碱胁迫对两个葡萄品种光合作用-光响应特性的影响. 北方园艺, 2011, (16): 30-36.

[16] Guo C Y, Wang X Z, Chen L, Ma L N, Wang R Z. Physiological and biochemical responses to saline-alkaline stress in two halophytic grass species with different photosynthetic pathways. Photosynthetica, 2015, 53(1): 128-135.

[17] 张德魁, 马全林, 刘有军, 李亚, 陈芳. 河西走廊荒漠区一年生植物组成及其分布特征. 草业科学, 2009, 26(12): 37-41.

[18] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 刘志民, 于庆和. 干旱半干旱荒漠地区一年生植物研究综述. 生态学杂志, 2006, 25(7): 851-856.

[19] Gutterman Y. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. Plant Species Biology, 2000, 15(2): 113-125.

[20] 张林静, 岳明, 张远东, 顾峰雪, 潘晓玲, 赵桂仿. 新疆阜康绿洲荒漠过渡带主要植物种的生态位分析. 生态学报, 2002, 22(6): 969-972.

[21] 袁建立, 张景光, 王刚. 沙坡头人工固沙区草本层片组成及其动态研究. 中国沙漠, 2002, 22(6): 623-627.

[22] 梁继业, 王彦阁, 杨晓晖. 鄂尔多斯高原雾冰藜在沙漠-河岸过渡带白刺沙堆上的空间分布特征. 草业科学, 2008, 25(5): 42-47.

[23] 梁言慈, 郭晓花, 梁汉东, 朱书全. 乌达煤田雾冰藜汞的初步调查. 地质论评, 2015, 61(4): 883-891.

[24] 吕彪, 许耀照, 赵芸晨. 河西走廊内陆盐渍土生物修复与调控研究. 水土保持通报, 2008, 28(3): 198-200.

[25] 王遵亲. 中国盐渍土. 北京: 科学出版社, 1993: 38-76.

[26] 李合生.植物生理生化试验原理与技术[M].北京:高等教育出版社,2000:134-137.

[27] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. Photosynthetica, 2002, 40(1): 13-29.

[28] 吴旭红, 董雪芹. 碱胁迫对甜瓜幼苗生长及光合色素含量和抗氧化作用的影响. 种子, 2011, 30(8): 62-64.

[29] Parida A, Das A B, Das P. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins, and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. Journal of Plant Biology, 2002, 45(1): 28-36.

[30] Li C Y, Fang B, Yang C W, Shi D C, Wang D L. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on the state of mineral elements in nutrient solutions and the growth of alkali resistant halophyte *Chloris virgata*. Journal of Plant Nutrition, 2009, 32(7): 1137-1147.

[31] Yang C W, Chong J N, Li C Y, Kin C, Shi D C, Wang D L. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions. Plant and Soil, 2007, 294(1/2): 263-276.

[32] Koyro H W. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(2): 136-146.

[33] 闫萌萌, 王铭伦, 王洪波, 王月福, 赵长星. 光质对花生幼苗叶片光合色素含量及光合特性的影响. 应用生态学报, 2014, 25(2): 483-487.

[34] Aro E M, McCaffery S, Anderson J M. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. Plant Physiology, 1993, 103(3): 835-843.

[35] Demmig-Adams B, Adams III W W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. Trends in Plant Science, 1996, 1(1): 21-26.

[36] Sultana N, Ikeda T, Itoh R. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. Environmental and Experimental Botany, 1999, 42(3): 211-220.

[37] Wei Y, Xu X, Tao H, Wang P. Growth performance and physiological response in the halophyte *Lycium barbarum* grown at salt-affected soil. Annals of Applied Biology, 2006, 149(3): 263-269.

[38] Yang C W, Xu H H, Wang L L, Liu J, Shi D C, Wang D L. Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. Photosynthetica, 2009, 47(1): 79-86.

[39] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 172-345.

[40] Kong D, Shi H B, Li Y L, Zhang Y Q, Yan Y. Studies on photosynthetic rate of oil sunflower under difference salt stresses. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23(1): 111-115.

[41] 薛延丰, 刘兆普. 不同浓度 NaCl 和 Na_2CO_3处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响. 植物生态学报, 2008, 32(1): 161-167.

[42] 高奔, 宋杰, 刘金萍, 隋娜, 范海, 王宝山. 盐胁迫对不同生境盐地碱蓬光合及离子积累的影响. 植物生态学报, 2010, 34(6): 671-677.

[43] 吴晓丽, 汤永禄, 李朝苏, 吴春, 黄钢. 不同生育时期渍水对冬小麦旗叶叶绿素荧光及籽粒灌浆特性的影响. 中国生态农业学报, 2015, 23(3): 309-318.

[44] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.

[45] 李强, 罗延宏, 余东海, 孔凡磊, 杨世民, 袁继超. 低氮胁迫对耐低氮玉米品种苗期光合及叶绿素荧光特性的影响. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(5): 1132-1141.

[46] 杨志晓, 丁燕芳, 张小全, 薛刚, 王轶, 任学良, 任周营, 杨铁钊. 赤星病胁迫对不同抗性烟草品种光合作用和叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2015, 35(12): 4146-4154.

[47] 徐兴利, 金则新, 何维明, 王兴龙, 车秀霞. 不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2012, 32(20): 6343-6353.

[48] 王建华, 任士福, 史宝胜, 刘炳响, 周玉丽. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31(7): 1811-1817.

[49] 周丹丹, 刘德玺, 李存华, 陈苗苗, 刘桂民, 杨庆山, 李永涛. 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗光合特性及叶绿素荧光参数的影响. 西北植物学报, 2016, 36(5): 1004-1011.

[50] Aroca R, Irigoyen J J, Sánchez-díaz M. Drought enhances maize chilling tolerance. Ⅱ. Photosynthetic traits and protective mechanisms against oxidative stress. Physiologia Plantarum, 2003, 117(4): 540-549.

[51] 刘建新, 王金成, 王瑞娟, 贾海燕. 盐、碱胁迫对燕麦幼苗光合作用的影响. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 155-160.

[52] 陈志强, 李庆贱, 时瑞亭, 张建秋, 王国柱, 张玉玲, 李悦. 苏打盐碱胁迫对西伯利亚白刺光合和生长的影响. 北京林业大学学报, 2011, 33(3): 31-37.

[53] 石德成, 李玉明, 杨国会, 李毅丹, 赵可夫. 盐碱混合生态条件的人工模拟及其对羊草胁迫作用因素分析. 生态学报, 2002, 22(8): 1323-1332.